Beitrag zur Chromosomenforschung der Vögel

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

genehmigt von der

Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin

von

Helene Unger
aus Berlin.

Tag der Promotion: 10. Dezember 1936

Tag der mündlichen Prüfung: 17. Juni 1936.

Druck und Verlag: Julius Springer, Berlin.

534

Referenten: Prof. Dr. Paula Hertwig

Prof. Dr. Richard Hesse

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41535701_0067

(Aus dem Institut für Vererbungs- und Züchtungsforschung der Universität, Berlin-Dahlem.)

BEITRAG ZUR CHROMOSOMENFORSCHUNG DER VÖGEL.

Von

HELENE UNGER.

Mit 20 Textabbildungen (27 Einzelbildern).

(Eingegangen am 23. Juni 1936.)

Inhaltsverzeichnis.

Seite

Einleitung 476
Material und Methode 477
I. Chromosomenzahl, Chromosomengestalt und Geschlechtschromosomen einiger Vögel 478
A. Literaturbesprechung und Fragestellung 478
a) Chromosomenzahl S. 478. — b) Geschlechtschromosomen S. 479.
B. Eigene Ergebnisse 482
1. Huhn S. 482. — 2. Fasan S. 485. — 3. Amsel S. 487. — 4. Hänfling S. 490.
C. Schlußbetrachtung 492
II. Zur Anordnung der Chromosomen in Pro- und Metaphase 493
A. Literaturbesprechung und Fragestellung 493
B. Eigene Ergebnisse 495
1. Beobachtung an Huhn, Fasan und Hänfling S. 495. — 2. Genauere Untersuchung an Amselmitosen 496
Zusammenfassung 499
Literaturverzeichnis 500

Einleitung.

Bei der Erforschung der Wirbeltierchromosomen haben die der Vögel ebenso wie die der Säugetiere von jeher Schwierigkeiten gemacht, weil bei ihnen besonders häufig Verklumpung als Folge einer unzureichenden Fixierung eintritt. Zwar liegen schon seit 1900 die verschiedensten Arbeiten über die Chromosomen der Hühner, Perlhühner, Tauben, Enten und Fasanen vor, doch sind als zuverlässige Angaben erst die Arbeiten ab 1923 anzusehen, nachdem durch die von ALLEN (1916), HANCE (1917) und PAINTER (1924) angegebenen Fixierungen eine gute technische Grundlage gegeben war.

Seitdem sind die Chromosomen der verschiedensten Vögel untersucht worden; die meisten Arbeiten behandeln, der leichten Materialbeschaffung wegen, die Gallinaceen. Mit dem Chromosomenbild des Huhnes beschäftigen sich die Arbeiten von STEVENS (1923), CREW (1923), HANCE (1923—1926), SHIWAGO (1924), AKKERINGA (1927), GOLDSMITH (1928), KEMP (1930), SUZUKI (1930), SAGUCHI (1930), WHITE (1932), POPOFF (1933), SOKOLOV und TROFIMOV (1933); die Chromosomen der Ente behandeln die Untersuchungen von WERNER (1927), die der Truthühner

die Arbeiten von Shiwago (1929) und Werner (1931). Neuerdings erschienen auch Untersuchungen über das Chromosomenbild des Fasans (Trofimov und Tiniakov 1933) und über das des Pfauen (Tiniakov 1934). Über die Taubenchromosomen gibt es die Arbeit von Oguma (1927). Von anderen Vogelfamilien jedoch sind wenige auf das Chromosomenbild hin untersucht; Shiwago (1924) gibt einen kurzen Hinweis für die Passeres, und erst seit allerneuester Zeit liegen 2 Arbeiten über die Wellensittiche vor: Crew und Lamy (1935) geben Angaben von Koller wieder und Jentsch (1935) beschäftigt sich in einer ausführlichen Arbeit mit den Chromosomen des Wellensittichs.

Trotz der vielfältigen Bearbeitung aber besteht keine Übereinstimmung bei den Angaben über die Chromosomenbilder der einzelnen Vögel — ein Zeichen für die Schwierigkeit der Materie —, und das ist der Grund, der die erneute Untersuchung dieser Fragen in der vorliegenden Arbeit rechtfertigt. Es sind vor allem 3 Punkte, in denen die Ergebnisse voneinander abweichen und die das Thema dieser Arbeit bilden: die Angaben über die Chromosomenzahlen der verschiedenen Vogelarten, die Frage nach den Geschlechtschromosomen und die Beobachtungen über eine regelmäßige Anordnung der Chromosomen in Pro- und Metaphase [1].

Material und Methode.

Untersucht wurden rebhuhnfarbige Italienerhühner: 13 Embryonen im Bebrütungsalter von 6—18 Tagen (Schlupf am 21. Tag) und die Hoden von jungen und von tretfähigen erwachsenen Hähnen der gleichen Rasse. Von Bantamzwerghühnern 5 Embryonen vom 15.—18. Bruttag und Federkeime eines erwachsenen Plymouth-Rock-Hahnes. Weiter: 14 Embryonen von Ringfasanen vom 8.—21. Bruttag (Fasanen schlüpfen am 24. Tag). Sämtliche Hühner und Fasanen gehörten reinen Rassen an.

Außerdem wurden 2 Vertreter der Singvögel untersucht: 18 Amselembryonen vom 5. Bruttag bis zu eben geschlüpften Amseln am 14. Tage und 3 Bluthänflingembryonen am 7., 9. und 11. Bruttag. Bei sämtlichen Embryonen wurde Wert darauf gelegt, daß das Geschlecht einwandfrei erkennbar war, es wurden an ihnen die Gonaden und das Amnion, seltener andere Somagewebe untersucht. Die Fixierung geschah im wesentlichen nach den Angaben von Painter (1924). Das Schnittmaterial wurde bei 37° C mit Bouin-Allen fixiert und über Zedernöl-Chloroform in 56° Paraffin eingebettet. Die Schnittdicke betrug 7 μ; gefärbt wurde das Material meist mit Hämatoxylin nach Heidenhain, außerdem mit Gentianaviolett nach Gram und mit Feulgen nach H. Bauer. Die Amnien wurden in physiologischer Kochsalzlösung bei 37° C in Paraffinschälchen mit Igelnadeln gespannt, möglichst rasch mit warmem Bouin-Allen fixiert

[1] Die Arbeit wurde am Institut für Vererbungs- und Züchtungsforschung in Berlin-Dahlem angefertigt. Das Thema stellte Frau Professor Dr. Paula Hertwig, der ich für ihre Anleitung zu großem Dank verpflichtet bin.

und, ebenso wie das Schnittmaterial, in einen Thermostaten von etwa 37° C gestellt. Beim Auswaschen wurden die embryonalen Häute durch einen Zusatz von konz. wäßr. Lithiumcarbonatlösung zum 70%igen Alkohol vollständig von Pikrinsäure gereinigt und meist mit Gentianaviolett, seltener mit Hämatoxylin gefärbt. Die jungen Federkeime wurden mit einer Nadel geschlitzt, auch nach Bouin-Allen fixiert und über Methylbenzoat-Benzol in Paraffin von 58° C geführt. Außerdem wurden Ausstrichpräparate von embryonalen Hühnerhoden und -gehirn und Präparate von Hühner- und Amselamnien nach der Karminessigsäuremethode hergestellt.

Die Zeichnungen wurden mit einem Abbéschen Zeichenapparat (Leitz) und einem Zeißmikroskop bei Tubusauszug 160 mm in Objekttischhöhe hergestellt. Optik: Zeiß Apochromat 2 mm Apertur 1,4 und Periplanat. Okular 25 × (Leitz). Die Durchsicht der Präparate wurde durch den Zeißschen Bitumiaufsatz sehr erleichtert.

I. Chromosomenzahl, Chromosomengestalt und Geschlechtschromosomen einiger Vögel.

A. Literaturbesprechung und Fragestellung.

a) Für die Chromosomenzahl des Huhnes findet man in der neueren Literatur die widersprechendsten Angaben; dasselbe gilt für die Vogelarten, die von mehr als einem Autor untersucht wurden: für Truthühner und Wellensittiche.

Wie die Tabelle zeigt, gilt folgendes für die am häufigsten untersuchten Vögel, die Hühner:

1. Bis auf Shiwago, Goldsmith und Suzuki, die eindeutige Chromosomenzahlen angeben, drücken alle Untersucher sie durch einen Variationsbereich aus.

2. Es gibt zwei bevorzugte Variationsbereiche: nach den meisten Autoren um 37, d. h. von 29—45 und nach White und Suzuki um 68, d. h. von 64—72. Beide Bereiche umfaßt die große Variationsspanne von Sokolov und Trofimov 32—71 mit einer Häufung um die Zahl 50;

3. ist nach Hance und Popoff in der Prophase die Chromosomenzahl erhöht und bevorzugt dann den zweiten Variationsbereich 60—70.

Übereinstimmend berichten alle Untersucher, daß die Erhöhung der Chromosomenzahl stets durch Vermehrung der kleinsten Elemente geschieht. Die Ursachen dafür sind in der Literatur oft diskutiert worden. Sie können einmal am Beobachter liegen, zum anderen im Objekt selbst zu suchen sein. Daß die Zahlenschwankungen im Objekt selbst begründet sind, glaubt Akkeringa; er stellte Unterschiede in der Variationsbreite von reinen Rassen (um 32; 36—38) und Artbastarden mit dem Bankivahuhn (30—44) fest. Sokolov und Trofimov jedoch fanden bei Rasse-

bastarden von *Gallus dom.* dieses Ergebnis nicht, sondern für alle Rassen den gleichen großen Schwankungsbereich von 32—71.

Auf eine Ursache für Schwankungen, die im Untersucher selbst begründet sind, weisen Sokolov und Trofimov hin: daß die kleinen Chromosomen an der Grenze der Sichtbarkeit sind.

Eine dritte Fehlerquelle liegt gleichmäßig beim Untersucher und beim Objekt; das ist die Abhängigkeit der Chromosomenzahl vom Grad der Färbung, d. h. von der Differenzierung. Die kleinen Chromosomen entfärben sich schneller als die großen (Hance 1926, Akkeringa 1927, Shiwago 1929, Oguma 1927, Sokolov und Trofimov 1933, Jentsch 1935). Sokolov und Trofimov berichten, daß sie in derselben Äquatorialplatte bei dunkler Färbung 71, nach wiederholter Differenzierung nur noch 53 Chromosomen gezählt haben. Jentsch sucht diese Fehlerquelle auszuschalten und differenziert tagelang mit ganz schwachen Lösungen. Resultat: für alle Wellensittichrassen findet er 42 Chromosomen. Nach übermäßig langer Differenzierung hat er jedoch auch nur noch 28—30 Chromosomen. Bei zu langer Differenzierung verändern sich auch die großen Elemente: sie zeigen entfärbte Einschnürungen und scheinen für den Beobachter in Teilstücke zu zerfallen (Hance 1926, Akkeringa 1927, Sokolov und Trofimov 1933, Jentsch 1935). Besonders leicht soll nach Shiwago und Jentsch der die Chromosomen und Satelliten verbindende Faden in den Prophasen entfärbt werden und so Fragmentation, also Erhöhung der Zahl der kleinen Chromosomen, vortäuschen.

Wenn auch die kleinen Chromosomen diese Eigenschaft, sich ungleichmäßig zu entfärben, besitzen, so kann das bei zu langer Differenzierung zur völligen Zerschnürung (für die Sichtbarkeit) führen; denn bei ihnen liegt ja der Zeitpunkt des Entfärbens früher als bei den großen Elementen. So soll nach Hance (1926) die Vermehrung der Chromosomenzahl zustande kommen, die er und später Popoff (1933) in der Prophase beobachtet haben.

b) Geschlechtschromosomen. Nach den genetischen Untersuchungen muß Heterogametie der weiblichen Vögel vorliegen. Welches der gut bekannten Chromosomenpaare jedoch an der Geschlechtsbestimmung beteiligt ist, darüber liegen folgende Meinungen vor:

1. Der männliche Vogel hat ein größeres Chromosom mehr als der weibliche. Typus: ♂ XX, ♀ X.

a) Dieses X-Chromosom ist das erst- oder zweitgrößte Element und von hakenförmiger Gestalt.

b) Es ist das viert- oder fünftgrößte Element von annähernd V-förmiger Gestalt.

2. Der weibliche Vogel hat ein unpaares größtes Chromosom „W" mehr als der männliche, bei dem es fehlt. Außerdem ist das zweitgrößte hakenförmige Paar an der Geschlechtsbestimmung beteiligt, als „ZZ"

Tabelle 1. Chromosomenzahlen der Vögel (seit 1923).

Vogel	Jahr	Autor	Chromosomenzahl	Rasse	Typ. der Geschlechtsbestimmung ♀	Typ. der Geschlechtsbestimmung ♂	Geschlechtschromosomen	Schema
Gallus	1923	Stevens	36—38 ?	?	—		—	
	1923	Crew	32 und mehr	?	—		—	
	1923	Hance	35—40	?	XO	XX	größtes Chromosom	♂
	1924	Hance	30—34	?				
	1924	Shiwago	32	?	XY	XX	zweitgrößtes Chromosom	♂
	1926	Hance	35—36 Prophase 60—70 Metaphase 35—40	?	XO	XX	größtes Chromosom	♂
	1927	Akkeringa	36—38 32	Bankivahuhn Seidenhuhn, Barnevelder, Ankona, Bantamhuhn	XY	XX	größtes Chromosom	♂
			32—44	Hybriden: Bankiva × Seidenhuhn				
	1928	Goldsmith	36	Rhode Island Red; Leghorn	X	XX	größtes Chromosom	♂
	1930	Kemp	36—38	?	—	—	—	
	1930	Saguchi	29—30 Prophase etwa 42 Metaphase etwa 30	?	—	—	—	
	1930	Suzuki	♀ 73, ♂ 74	?	XO	XX	kleinstes zweischenkliges Chromosom	♂?

	1932	White	66±2	?	X	XX	größtes Chromosom	
	1933	Popoff	30—45 Metaphase 60—70 Prophase	weiß Leghorn	X	XX	größtes Chromosom	
	1933	Sokolov und Trofimov	32—71, meist etwa 50	weiß Leghorn, Minorka, Red Island, Wyandottes, Hybriden: Leghorn × Orpington, Wetluga × Seidenhuhn	X	XX	fünftgrößtes V-förmiges Chromosom	
Anas (Ente)	1927	Werner	♀ 77, ♂ 76	Indian Runner Duck	Wwz	ZZ	größtes und zweitgrößtes Chromosom	
Meleagris (Truthahn)	1929	Shiwago	46	rasselose graue Truthühner	XY	XX	größtes Chromosom	
	1931	Werner	♀ 77, ♂ 76	*Meleagr. dom.*	Wwz	ZZ	größtes und zweitgrößtes Chromosom	
Phasianus (Fasan)	1933	Trofimov und Tiniakov	?	*Phasianus colchicus*	X	XX	viertgrößtes Chromosom	
Pavo (Pfau)	1934	Tiniakov	36—58	?	X	XX	fünftgrößtes Chromosom	
Columba (Taube)	1927	Oguma	♀ 61, ♂ 62	Belgische Taube Antwerpen × Lüttich *(Columba livia dom.)*	X	XX	größtes Chromosom	
Melopsittacus undulatus (Wellensittich)	1935	Koller (in Crew und Lamy)	etwa 52, 50—60	?	X	XX	größtes gleichschenkliges Chromosom	
	1935	Jentsch	42	verschiedene Rassen	XY	XX	zweitgrößtes Chromosom	

beim ♂, als „Zw" beim ♀. Obwohl „w" der Gestalt nach gleich „Z" ist, soll es genetisch ungleichwertig sein. Typus: ♂ ZZ, ♀ WwZ.

Die unter 2. beschriebene Meinung wird von Werner für das Chromosomenbild der Ente (1927) und des Truthahns (1931) vertreten; bei letzterem im Gegensatz zu Shiwago (1929). Die Ergebnisse aller anderen Autoren gehören der Gruppe 1 an. Ob dem unpaaren X beim ♀ ein Y zugeordnet ist (das dann das kleinste der mittelgroßen oder eines der kleinsten Chromosomen ist), wird von einigen Autoren angegeben (Shiwago, Akkeringa für das Huhn, Shiwago für die Truthenne, Jentsch für den Wellensittich), von Hance (Huhn) bestritten und von den meisten offengelassen.

Außer den schon besprochenen verschiedenen Angaben von Shiwago (1929) und Werner (1931) für die Truthennen, bestehen Widersprüche für die Geschlechtschromosomen beim Huhn und beim Wellensittich. Die Chromosomen der Hühner sind ihrer individuellen Gestalt nach gut bekannt. Die beiden größten Chromosomenpaare sind hakenförmig (ebenso beim Pfau, Truthahn, Ente und Taube, während beim Fasan nur das erste Paar so gestaltet ist). Das größte Paar ist beim Huhn nach Hance, Akkeringa, Goldsmith, White, Popoff, das zweitgrößte Paar nach Shiwago das X-Chromosomenpaar des Huhnes. Dementsprechend ist das größte hakenförmige Paar auch von Shiwago für die Truthennen und von Oguma für die Taube als Geschlechtschromosomenpaar beschrieben worden. Das sind die in Gruppe 1a zusammengefaßten Meinungen. Es sei erwähnt, daß auch für andere als Hühnervögel entsprechende Ergebnisse vorliegen: Shiwago (1924) erwähnt, daß er bei einigen Vertretern der Passeres den Hühnern entsprechende Ergebnisse gefunden habe. Für die Psittacae gilt Ähnliches: Koller gibt beim Wellensittich als X das größte, Jentsch das zweitgrößte Element des Chromosomensatzes an. Die Chromosomenbilder beider Autoren stimmen jedoch nicht überein, es scheint, daß Koller nur wenig Material analysiert hat, während Jentsch durch eingehende Studien die Chromosomenindividualitäten gut herausgearbeitet hat.

Jedoch auch der unter 1b geschilderte Typus wird für die Hühnervögel beschrieben. Für das Huhn selbst von Suzuki und von Sokolov und Trofimov, für den Fasan von Trofimov und Tiniakov und für den Pfau von Tiniakov.

B. Eigene Ergebnisse.

1. Das Chromosomenbild des Haushuhns (Gallus dom.).

Bei meinen Untersuchungen fand ich einen großen Schwankungsbereich der Chromosomenzahlen, von 44—61, wobei nur Äquatorialplatten berücksichtigt wurden, die nicht zu sehr ausdifferenziert waren; denn die Zahlenunterschiede betreffen immer nur die leichter entfärbbaren kleinsten Chromosomen. Eine Erhöhung der Chromosomenzahl

in der späten Prophase fand ich nicht, jedoch lagen die Werte dann an der oberen Grenze des Zahlenbereiches. Auszählungen an frühen Prophasen sind wegen der technischen Schwierigkeiten nicht vorgenommen worden. Die von Akkeringa aufgeworfene Frage, ob sich die verschiedenen Haushuhnrassen durch ihre Chromosomenzahlen unterscheiden, die

♂

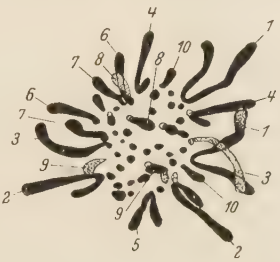
Abb. 1. Mitose aus dem Federkeim eines Plymouth Rock-Hahnes.

♂

Abb. 2. Spermatogonienmitose eines rebhuhnfarbigen Italiener-Embryos.

♂

Abb. 3. Spermatogonienmitose eines erwachsenen rebhuhnfarbigen Italieners.



♀

Abb. 4. Oogonienmitose vom Bantam-Zwerghuhn-Embryo.

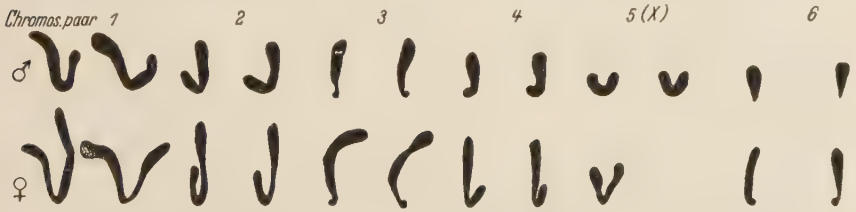


Abb. 5. Die größten Chromosomenpaare aus Abb. 2 und 4 in Zeilenlage.
Abb. 1—5. Chromosomen des Haushuhnes (Vergr. 3500 ×, auf $^4/_5$ verkleinert).

von Akkeringa selbst negativ beantwortet (Untersuchungen von großen Haushuhnrassen und Bantamhühnern) und von Sokolov und Trofimov ebenfalls verneint wurde, sollte durch Vergleich der drei Rassen (rebhuhnfarbige Italiener, Plymouth-Rock, Bantam-Zwerghühner) geprüft werden. Das Ergebnis zeigte, daß sowohl Plymouth-Rock (Abb. 1) als auch rebhuhnfarbige Italiener (Abb. 2 und 3) Chromosomenzahlen von 44—50 aufwiesen, während die Bantam-Zwerghühner höhere Zahlen,

und zwar von 54—61, hatten (Abb. 4). Wenn auch der Zahlenunterschied zwischen den großen Haushuhnrassen und den Bantamhühnern auffallend ist, so ist doch das Ergebnis nicht statistisch gesichert, da bei jeder Hühnersorte nur je 10 Zählungen vorgenommen werden konnten: es kann sich daher auch um eine Abweichung im Bereiche des Zufalls handeln.

Sokolov und Trofimov (1933) haben die Formen der größeren Elemente so eingehend beschrieben, daß ich mich darauf beschränken kann, Übereinstimmung oder Abweichung von ihren Ergebnissen festzustellen. Die Gestalt der größten Chromosomenpaare, Paar 1—5 (Abb. 5), ist genau so, wie es die beiden Autoren geschildert haben: zwei große hakenförmige Paare; das 3. Paar zeigt jene knopfartige Endverdickung oder Trabantenanheftung, die außer von Sokolov und Trofimov sonst von keinem der zahlreichen Bearbeiter abgebildet wurde, das 4. Paar ist J-förmig und das 5. Paar gleichschenklig gestaltet. Eine geringfügige Abweichung von den russischen Autoren besteht für das 6. Chromosomenpaar: es zeigt am proximalen Ende eine kleine Verjüngung, die auf eine subterminale Anheftung der Spindelfaser deutet. Diese Verjüngung ist jedoch nur an einigen besonders gut fixierten Platten mit relativ dünnen Chromosomen sichtbar. Eine ähnliche Erscheinung zeigen auch noch einige der kleineren, stabförmigen Elemente, so daß man für sie alle eine subterminale Anheftung der Spindelfaser annehmen kann. Außer den kleinen Punktchromosomen findet man auf besonders deutlichen Äquatorialplatten ein kleines gleichschenkliges Paar, wie es auch die Abbildung von Popoff (1933) zeigt.

In der Hauptfrage, der nach dem Geschlechtschromosom, war zwischen 3 Meinungen zu entscheiden: Ist es das 1. Paar, wofür die meisten Autoren stimmen, das 2. Paar (Shiwago 1924) oder das 5. Paar (Sokolov und Trofimov 1933, und anscheinend Suzuki 1930)?

Um von einer sicheren Grundlage auszugehen, wurden dazu, wie schon erwähnt, nur Tiere mit bereits deutlich differenzierten Gonaden (vom 6. Bruttag ab) auf die Chromosomen ihrer Keimzellen hin untersucht. Es zeigte sich, daß beim ♂ alle größeren Elemente paarig vorhanden sind, während beim ♀ das fünftgrößte gleichschenklige Chromosom unpaar ist. Demnach ist, wie auch Sokolov und Trofimov angeben, das fünftgrößte gleichschenklige Paar das X-Chromosomenpaar. Die Frage nach einem Y-Chromosom mußte offenbleiben, ein größeres charakteristisches Element, das nur dem ♀ zu eigen ist, gibt es nicht; und ob es eines der kleinen Elemente ist, läßt sich wegen der nicht genau feststellbaren Chromosomenzahl nicht entscheiden.

Wie die Abbildungen zeigen, sind die Chromosomen in den Spermatogonien (Abb. 2 und 3) dicker und zeigen den Typus der Chromosomengestalt besser, während die dünneren Chromosomen der Oogonien (Abb. 4) mehr über den Feinbau der Elemente aussagen. Trabanten

sind besser zu erkennen, die kleinen Köpfchen der Stabchromosomen, die die subterminale Spindelansatzstelle anzeigen, und oft ist beim ersten Chromosomenpaar deutlich ein Knick im langen Schenkel zu sehen, der von einer Einkerbung des Chromosoms, also einer sog. sekundären Einschnürung, begleitet ist (Abb. 6 b).

Diese Stelle war schon an Quetschpräparaten von embryonalen Gonaden und Gehirn nach der Karminessigsäuremethode aufgefallen (Abb. 6 a). Hier verlor durch das starke Quetschen das erste Chromosom seine zweischenklige Gestalt und knickte gelenkartig an immer der gleichen Stelle des langen Schenkels ab: hier mußte also eine Zone von geringerer Festigkeit vorliegen. Die Messungen ergaben, daß diese Stelle

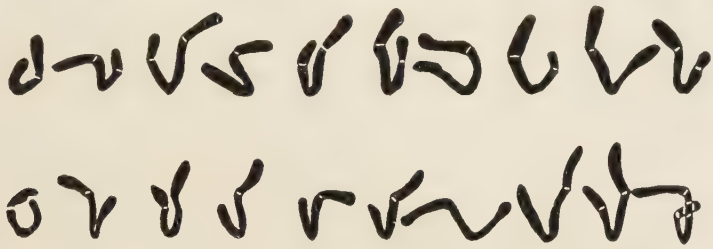


Abb. 6a und b. Knickstellen des ersten (größten) Chromosomenpaares vom Huhn: a aus Quetschpräparaten von embryonalen Gehirnzellen (rebh. Ital.); b aus Schnittpräparaten von embryonalen Oogonien (Bantam-Zwerghuhn). Vergr. 3500 × auf $^4/_5$ verkleinert.

bei 30,6% der Gesamtlänge des Chromosoms (vom distalen Ende gemessen) liegt. Ähnliche bevorzugte Umbiegungsstellen zeigen auch noch andere Chromosomen, z. B. das dritte. Für das erste Chromosom der Ente beschrieb Werner (1927) zwei solcher Stellen größerer Beweglichkeit, die bei 9/12 und 1/12 (von proximal), also bei 25% und 91,7% (von distal gemessen), liegen. Auch die zweite Knickstelle glaube ich bemerkt zu haben, doch genügt mein Material nicht, um sie exakt zu bestimmen.

Ob diesen Strukturunterschieden eine chemische Differenzierung entspricht, habe ich nicht feststellen können. Mit der Karminessigsäuremethode gelang es bisher nicht, eine Differenzierung in Eu- und Heterochromatin zu finden. Ob dieser Längsdifferenzierung des 1. Chromosoms irgendeine genetische Bedeutung zukommt, bleibt abzuwarten.

2. Das Chromosomenbild des Fasans (Phasianus torquatus).

An den Fasanen sollte die Frage des Geschlechtschromosoms, als Vergleich zu den Hühnern, weiter untersucht und Anzahl und Gestalt der Chromosomen mit denen der Hühner verglichen werden.

Die Anzahl der Chromosomen beträgt 52—61; auch hier schwankt nur die Chromosomenzahl der kleineren Elemente, während man bei

den größeren mit Hilfe ihrer charakteristischen Gestalt feststellen kann, daß die Zahl in allen Mitosen die gleiche ist.

Die Gestalt der größten Chromosomen sei hier der Größenfolge nach beschrieben (Abb. 7, 8, 9): das 1. Paar ist hakenförmig, das 2. Paar hat die Gestalt von trabantenführenden Stäben, das 3. Paar von einfachen, am Spindelfaserende zugespitzten Stäben. Das 4. Paar ist zweiarmig mit fast gleich langen Schenkeln, das 5.—9. Paar wieder stabförmig mit zugespitzten Enden wie das 3. Chromosom; sie zeigen

♂

Abb. 7. Embryonale Spermatogonienmitose.

Abb. 8. Embryonale Oogonienmitose.

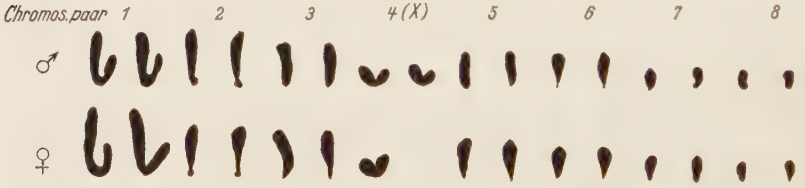


Abb. 9. Die größten Chromosomen aus Abb. 7 und 8 in Zeilenlage.

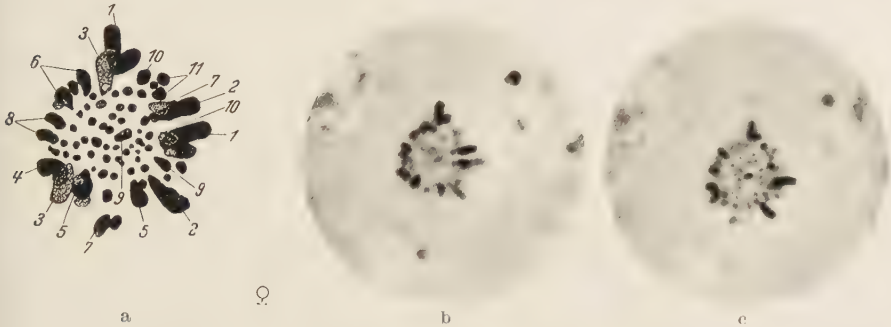
Abb. 7—9. Chromosomen des Ringfasans *(Phasianus torquatus)*. Vergr. 3500×, auf $^4/_5$ verkleinert.

zuweilen eine subterminale Einziehung, die wohl der Spindelfaseransatzstelle entspricht. Sie nehmen kontinuierlich an Größe ab, bis sie — vom 13. Paar ab — zu Punktchromosomen werden.

Als Geschlechtschromosom ist beim Fasan das 4. Chromosom anzusehen, denn es ist beim ♀ nur unpaar vorhanden, während es beim ♂ doppelt da ist. Es ist also wie beim Huhn eines der mittelgroßen Elemente. Die Frage nach dem Y-Chromosom ist natürlich auch hier zytologisch nicht zu entscheiden.

Als die Untersuchungen über die Fasanen schon im Gange waren, erfuhr ich aus der Arbeit von Tiniakov (1934) über Pfau- und Huhnhybriden, daß bereits Trofimov und Tiniakov (1933) den Karyotyp des Fasans, und zwar von *Phasianus colchicus*, bearbeitet hatten. Da diese Arbeit bisher noch nicht zugänglich ist, muß ich mich darauf beschränken, ihre Ergebnisse den Abbildungen zu entnehmen, die

Tiniakov in der Pfau-Arbeit bringt, um seine Hypothese vom phylogenetischen Zusammenhang zwischen Huhn, Fasan und Pfau zu erläutern. Es ist erfreulich, daß meine Ergebnisse sich mit denen Tiniakovs decken. Die einzige Abweichung besteht darin, daß er für *Ph. colchicus* das 4. Chromosomenpaar gleichschenklig abbildet, während ich bei *Ph. torquatus* die beiden Schenkel nicht gleich lang fand. Eine wesentliche



a ♀ b c

Abb. 10a—c. a Embryonale Oogonienmitose, b und c dieselbe, in 2 verschiedenen Ebenen photographiert. 1440 ×.

♂

Abb. 11. Embryonale Spermatogonienmitose.

♀

Abb. 12. Embryonale Oogonienmitose.

Abb. 10—12. Chromosomen der Amsel (*Turdus merula*). Vergr. 3500 × auf $^4/_5$ verkleinert.

Übereinstimmung besteht jedoch darin, daß dieses Chromosom ebenfalls als Geschlechtschromosom betrachtet wird.

3. Das Chromosomenbild der Amsel (Turdus merula).

Das Chromosomenbild der Amsel wurde an embryonalen Spermatogonien, Oogonien und an Amnionzellen untersucht, wegen des übersichtlicheren Bildes meist Metaphasen und nur wenige Prophasen. Die Chromosomen der Amsel (Abb. 10—14) zeichnen sich in den Keimzellen durch ganz besondere Gedrungenheit aus, und auch die Amnionchromosomen sind im Vergleich zu denen der Hühner und Fasanen dicker, obwohl das Material ebenso fixiert und behandelt worden ist. Diese Dicke und Kürze der Gestalt muß also eine Besonderheit der Amselchromosomen sein. Sie verhindert das Sichumschlingen und erleichtert

das Zählen der größeren Elemente, während eine Unzahl von kleinen die Bestimmung der Anzahl erschwert. Wie die Feulgen-Reaktion zeigte, handelt es sich auch bei ihnen um Chromatinbrocken; leider ist ja die schwache Färbung dieser Reaktion nicht zur Zählung der kleinen Elemente geeignet; sonst ließe sich wenigstens die Fehlerquelle für die Chromosomenzählung infolge der ungleichmäßigen Differenzierung nach den anderen Färbungen vermeiden.

Die Zahl der Chromosomen schwankt von 60—85; die meisten Zählungen fallen zwischen 60 und 75. Wieder geht die Schwankung auf Kosten der kleinen Elemente vor sich, wieder besteht die große Abhängigkeit von der Differenzierung der Färbung und wesentlich vom Stadium

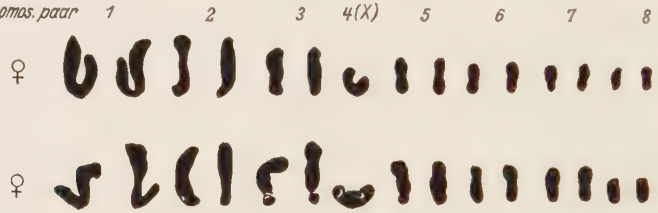


Abb. 13. Die größten Chromosomen aus Amnionmitosen in Zeilenlage.

der Metaphase. Die Zahlen von 80 und mehr erhielt ich aus solchen Metaphasen, in denen einige der großen Elemente schon den Tochterspalt aufwiesen. Es ist anzunehmen, daß einige der kleineren ihren Zerfall zu Tochterchromosomen schon vorgenommen hatten und daß die Zahl deshalb erhöht war. Sehr erschwert wird die Zählung durch die Kleinheit der Elemente: ich zeichnete ein und dieselbe Äquatorialplatte fünfmal in Abständen von vielen Wochen. Die Zählungen ergaben in der zeitlichen Reihenfolge: 67, 71, 67, 69, und in einer anderen Platte einmal 63 und nach 2 Monaten 72 Chromosomen. Die Amselchromosomen sind besonders klein, und es braucht nur einmal eine etwas andere Beleuchtung oder ein angestrengtes Auge, damit ein bisher für einheitlich gehaltenes Element plötzlich doch als aus zwei kleineren bestehend erscheint. Etwas günstiger sind die größeren Amnionzellen. Jedoch habe ich auch hier Chromosomenzahlen von 60—70 erhalten. Bei diesen Zellen erschweren die Satelliten die Zählung, die Chromosomen sind schlank und nicht kontrahiert, auch nicht der Verbindungsfaden zwischen Satellit und Sat-Chromosom. Oft ist dieser Faden kaum gefärbt, sehr oft nicht sichtbar, und die Chromosomenzahl wird dadurch unsicher.

Von den etwa 35 Chromosomenpaaren sind wenigstens die größten ihrer Gestalt nach gut unterscheidbar (Abb. 13 und 14). Es sind 5 größere Chromosomenpaare, 4 mittelgroße und viele kleine Paare zu unterscheiden. Das 1. Chromosomenpaar ist als einziges hakenförmig, das 2. Paar hat durch seine subterminale Spindelanheftung J-förmige

Gestalt, es ist auch zweischenklig, aber der kurze sitzt dem langen Schenkel wie ein Knopf auf. Bei längerer Differenzierung zeigt es zwei sekundäre Einschnürungen. Das 3. Chromosomenpaar ist stabförmig und am Spindelfaserende zugespitzt. Als Besonderheit führt es an diesem Pol Trabanten (Abb. 13), die jedoch nicht immer sichtbar sind (ebenso wie beim Fasan das 2. Chromosom nicht immer seinen Satelliten zeigte oder besaß). Auch JENTSCH berichtet für den Wellensittich, daß die

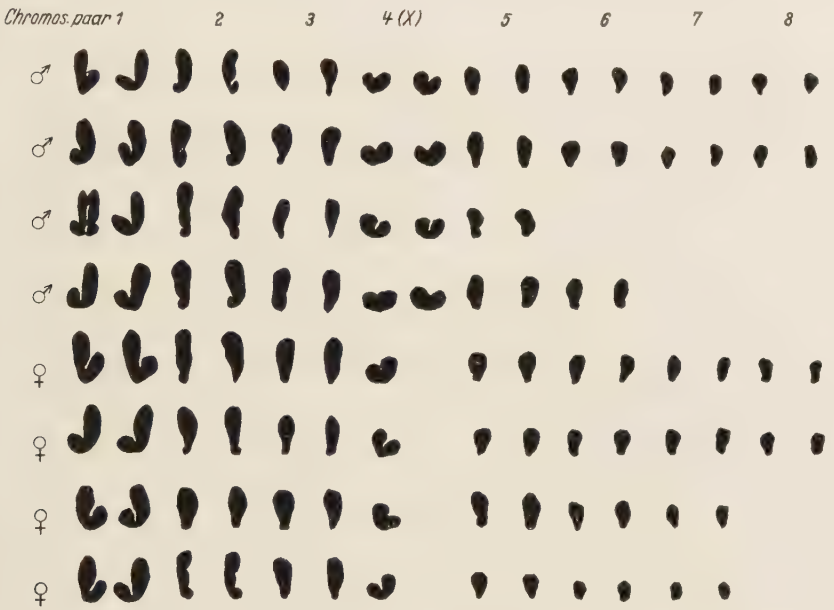


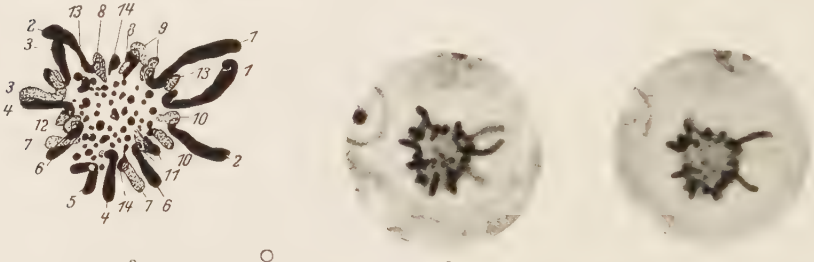
Abb. 14. Die größten Chromosomen aus Spermatogonien und Oogonien in Zeilenlage.

Satelliten in der Metaphase oft so dicht dem Chromosom anliegen, daß sie nicht mehr zu erkennen sind. Daß es Trabanten und nicht irgendwelche Punktchromosomen sind, die zufällig in derselben Ebene liegen, dafür spricht die bevorzugte Anlagerung an dieses 3. Chromosom.

Das 4. Chromosom hat durch seine fast mediane Spindelfaseransatzstelle eine charakteristische Gestalt. Fast gleichschenklig, ist es auch in sonst schwer analysierbaren Platten daran zu erkennen, daß seine Spindelansatzstelle der Mitte zugekehrt ist und es daher an der üblichen radialen Ausrichtung der größeren Elemente nicht teilnimmt. Dieses Chromosomenpaar ist das X-Chromosomenpaar. Die übrigen kleineren Chromosomenpaare sind nur ihrer Größe, und nicht der Gestalt nach, zu unterscheiden. Die Paare 5, 6 und 8 sind stäbchenförmig mit subterminaler Spindelanheftung, auf die in nicht allzu kontrahierten Stadien eine kleine halsartige Einziehung an ihrem proximalen Ende (zur

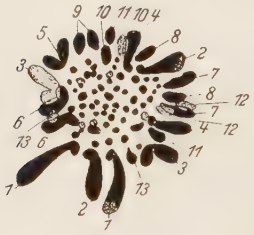
Spindelfaser hin) hinweist, oder sie sind Stäbchen: die kleinsten Paare sind oder erscheinen als punktförmige Elemente.

Daß das 4. Paar die Geschlechtschromosomen darstellt, schloß ich daraus, daß ich es beim ♂ in 92 Zellen doppelt vorfand, denen 4 unsichere Fälle gegenüberstanden, während ich beim ♀ 77 Zellen zählte, in denen deutlich — gegenüber 22 unsicheren Fällen – – nur ein unpaares 4. Chromosomenpaar vorhanden war. Damit ist erwiesen, soweit es



a ♀ b c

Abb. 15a—c. a Embryonale Oogonienmitose, b und c dieselbe, in 2 verschiedenen Ebenen photographiert, 1440 × .



♀

Abb. 16. Embryonale Oogonienmitose.

♂

Abb. 17. Mitose aus dem Amnion eines ♂.

Abb. 15—17. Chromosomen des Hänflings *(Linota cannabina)*. Vergr. 3500 × , auf $^4/_5$ verkleinert.

zytologisch möglich ist, daß auch die Amsel dem für die Vögel charakteristischen Geschlechtsbestimmungstypus: ♂ XX, ♀ X, folgt.

4. Das Chromosomenbild des Hänflings (Linota cannabina).

Die Untersuchungen an Hänflingen wurden an nur geringem Material vorgenommen. Von 3 Embryonen zeigte das 7 Bruttage alte ♂ überhaupt keine analysierbaren Zellteilungen im Hoden und nur wenige im Amnion (Abb. 17), während in den beiden 9 und 11 Bruttage alten weiblichen Embryonen viele Teilungen im Gange waren (Abb. 15 und 16). Bei ihnen wurden die Zellen der Gonaden untersucht, zu einer Zeit, wo die histologische Differenzierung keine Fehler in der Geschlechtsbestimmung mehr zuläßt. Die Ergebnisse sind durch Analyse von 41 Äquatorialplatten und von einigen Prophasen der Oogonien gewonnen.

Die Chromosomenzahl schwankt zwischen 64 und 85 und liegt am häufigsten im Bereich von 68—75. Sie ist also etwa die gleiche wie bei den Amseln. Fast immer sind 27 größere, d. h. nicht punktförmige Chromosomen zu zählen, so daß also hier die Zahlenschwankung auch wieder die kleinen Elemente betrifft.

Die Hänflingchromosomen sind nicht so gedrungen wie die der Amseln, sie zeigen andere Formen und andere Größenverhältnisse

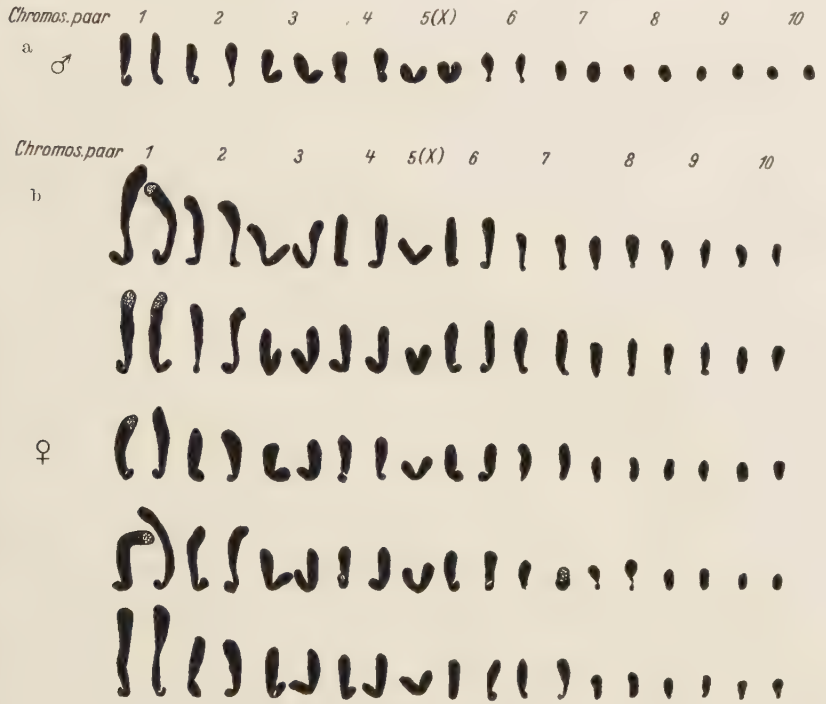


Abb. 18a und b. Die größten Chromosomen des Hänflings in Zeilenlage a aus Abb. 17, b aus Oogonienmitosen.

(Abb. 18). Ganz besonders auffallend ist die Länge des 1. Chromosomenpaares, dann folgen in abnehmender Größe das 2.—6. Paar. Zwischen dem 6. und den folgenden Paaren besteht wieder ein großer Längenunterschied, während die Paare 7—14 kontinuierlich an Größe abnehmen. Die übrigen Paare erscheinen als Punktchromosomen von mehr oder weniger großer Ausdehnung. Es lassen sich daher große (Paar 1—6), mittlere (Paar 7—14) und kleine Chromosomen unterscheiden. Die meisten Chromosomen haben J-Gestalt, sind also zweischenklig mit subterminaler Spindelfaseranheftungsstelle (Chromosomenpaar 1, 2, 4 und 6). Auch die mittelgroßen Chromosomenpaare 7—14 haben

subterminale Spindelansatzstelle, die bald deutlich zu sehen ist, bald durch eine Verjüngung der stabförmigen Chromosomen oberhalb der proximalen Enden angezeigt wird. Die Paare 7 und 8 führen Satelliten, die in den meisten analysierten Platten sichtbar sind, während auch an den anderen mittelgroßen Chromosomen Trabanten vorhanden waren, ohne daß eine regelmäßige Anheftung an bestimmte Paare festgestellt werden konnte. Eine Ausnahme von der vorherrschenden J-Form bilden das 3. und 5. Chromosomenpaar mit ihren submedianen Spindelansatzstellen. Das 3. Paar ist ungleichschenklig, hakenförmig, das 5. Paar dagegen fast gleichschenklig gestaltet.

Da das fünftgrößte Chromosom in den untersuchten weiblichen Keimzellen nur unpaar vorhanden ist, wird es als Geschlechtschromosom betrachtet. Es ist auffällig, daß das Geschlechtschromosom dem der Amsel in seiner Gestalt so ähnlich ist. Da es sich bei beiden Vögeln um Vertreter der Passeres handelt, kann hier mehr als eine zufällige Übereinstimmung vorliegen.

C. Schlußbetrachtung.

Vergleicht man die Chromosomenbilder der 4 Vögel, so ergeben sich viele Übereinstimmungen: die Unmöglichkeit, eine eindeutige Chromosomenzahl festzustellen, auf deren Gründe ich schon hingewiesen habe. Einige pathologische Erhöhungen der Chromosomenzahl kommen vor: so fand ich häufig in den Oogonien der Amselembryonen mehrpolige Metaphasen mit 3 oder 4 Äquatorialplatten, die in verschiedenen Ebenen zueinander lagen, und außerdem 2 Äquatorialplatten in Nachbarzellen mit anscheinend tetraploidem Chromosomensatz. Solche Riesenzellen mit mehreren Äquatorialplatten fand ich auch zweimal beim Hänfling und, ebenfalls im embryonalen Ovar, eine Ausnahmemitose beim Haushuhn, die mindestens hexaploid war, wie ich aus dem dreifachen Auftreten des sonst unpaaren Geschlechtschromosoms schloß.

In der Frage nach der Anzahl der Chromosomen haben die Untersuchungen für die vielumstrittenen Hühner keine Entscheidung herbeizuführen vermocht. Die gefundene Spanne von 44—61 fällt in keinen jener anfangs geschilderten bevorzugten Zahlenbereiche, und die Möglichkeit, daß zwei verschiedene Gruppen von Haushühnern existieren, deren Chromosomenzahlen jenen verschiedenen Bereichen angehören, ist nicht wahrscheinlicher gemacht. Auch die Frage, ob Zahlenunterschiede zwischen großen und Zwerghuhnrassen bestehen, ist noch offengeblieben.

Besser zu deuten sind die Ergebnisse, die die großen, gut individualisierbaren Elemente betreffen. Den Vergleich zwischen den Chromosomen des Huhnes und des Fasans hat schon Tiniakov vorgenommen; es ist bei der nahen Verwandtschaft der beiden Vögel wahrscheinlich, daß einige der größeren, einander ähnlichen Elemente homolog sind. Das betrifft vor allem das Geschlechtschromosom, das einzige, von dem der

Geninhalt etwas bekannt ist. Obwohl sie sich in der Form nicht vollkommen entsprechen — denn das Geschlechtschromosom des Huhnes ist ganz gleichschenklig, das des Fasans nicht —, gehen sie sicher auf eine gemeinsame Grundform zurück.

So verlockend es auch ist, aus der Tatsache, daß das Geschlechtschromosom bei allen 4 untersuchten Vögeln ganz ähnlich gestaltet ist — stets ist es ein mittelgroßes, mehr oder weniger gleichschenkliges Element —, auf ein entsprechendes Urvogel-Geschlechtschromosom zu schließen, so widersprechen dem die Ergebnisse der anderen Untersucher. Wie aus Tabelle 1 ersichtlich, ist bei allen anderen Vögeln kein entsprechendes Geschlechtschromosom festgestellt worden, sondern es sind morphologisch ganz anders gestaltete Elemente. Besonders auffallend ist, daß nun für Amsel und Hänfling ein ähnliches Geschlechtschromosom festgestellt wurde, während es beim Wellensittich (Jentsch) ein vollkommen anders aussehendes Element ist. Jedenfalls ist für alle 4 Vögel zytologisch der Typus der Geschlechtsbestimmung ♀ X, ♂ XX erwiesen, im Gegensatz zu den Wernerschen Ergebnissen an Enten und Truthühnern.

Die Chromosomen des Hänflings stimmen, wenn man von den beiden ersten Paaren absieht, ihrer Form nach mit denen der Amsel überein, wobei die Größenordnung zwischen dem 3. und 4. Paar vertauscht ist. Betrachtet man aber die ganze Reihe der Hänflingchromosomen, so fällt mit dem Vorherrschen der J-Form und durch die Überlänge des ersten Paares eine Ähnlichkeit mit dem Chromosomenbild des Wellensittichs auf. Die Wellensittiche sind als Psittaci dem Hänfling sehr viel weniger nah verwandt als die Amseln. Das Chromosomenbild des Hänflings aber steht seiner Gestalt nach in der Mitte zwischen dem der Amsel und dem des Wellensittichs. Darauf soll hier nur hingewiesen werden, ohne phylogenetische Spekulationen anzuschließen, die erst bei weit größerer Kenntnis der Singvögelchromosomen möglich sind. Denn ein Schluß von der Form der Chromosomen auf ihren Inhalt ist nicht zulässig. Vergleichen wir das Chromosomenbild der Amsel mit dem des Fasans, so zeigt sich, daß die Elemente in Gestalt und Größenordnung übereinstimmen. Daraus sieht man, daß eine Ableitung von Verwandtschafts- und Abstammungsverhältnissen auf Grund der vergleichenden Chromosomenmorphologie nicht haltbar ist, so wie sie Tiniakov (1934) für Huhn, Fasan und Pfau versucht hat. Denn Amsel und Fasan stehen in keiner anderen Verwandtschaftsbeziehung zueinander, als daß sie eben beide Vögel sind.

II. Zur Anordnung der Chromosomen in Pro- und Metaphase.

A. Literaturbesprechung und Fragestellung.

Eine weitere Frage ist die nach der Anordnung der Chromosomen während der Zellteilung; ob bei den Vögeln Zufall oder Gesetzmäßigkeit

— wie es die somatische Paarung bei den Dipteren zeigt — die Lage der Chromosomen zueinander bestimmen.

Für eine gesetzmäßige Anordnung auch bei den Vögeln gibt es Angaben von Shiwago (1924 [Hühner] und 1929 [Truthennen und Hühner]). Akkeringa (1927 [Huhn]) und Werner (1927 [Ente] und 1931 [Truthahn]). Ihnen fiel, genau wie auch sämtlichen anderen Untersuchern, jene regelmäßige Anordnung der Chromosomen in der Äquatorialplatte auf, die auch für die Reptilien bekannt ist (Painter 1921): die größten Chromosomen sind radial ausgerichtet, zu einem äußeren Ring angeordnet und umschließen die kleinen in der Mitte der Platte.

Wie es zu dieser Anordnung kommt, versucht Shiwago (1929) in Anlehnung an die Ergebnisse von Gurwitsch bei *Allium* (1926) zu erklären. Shiwago findet die Chromosomen bei Truthennen und Haushühnern in der Prophase bipolar auf der Kernoberfläche angeordnet; an dem einen Pol liegen die großen Elemente und weisen mit ihren distalen Enden zum gegenüberliegenden Pol mit den kleinen Chromosomen. Bei den größten Elementen stellt Shiwago Paarung der Partner fest. Zur typischen Metaphaseanordnung soll es dadurch kommen, daß die größeren Chromosomen vor den kleinen die Wanderung zum Äquator beginnen, dort zuerst ankommen und so den Raum an der Kernperipherie belegen. Für ausschlaggebend bei der Anordnung der großen Elemente in der Äquatorialplatte hält Shiwago den Bewegungsablauf der Prophase. Rücken die gepaarten Chromosomen gleichmäßig schnell zum Äquator der Zelle hin, so bleiben sie auch in der Metaphase gepaart; bewegen sie sich ungleichmäßig, so sollen sie an symmetrische, d. h. gegenüberliegende Stellen gelangen. — Daß die Partner bei ungleich schneller Wanderung nicht gepaart bleiben, ist einleuchtend; weshalb sie dann jedoch an symmetrische Stellen gelangen sollen, wird nicht begründet.

Die Alternative: Paarung oder Symmetrie für die größeren Elemente, beobachtet auch Akkeringa an Äquatorialplatten von somatischen Hühnerzellen. Jedoch gilt das nur für die Angehörigen reiner Rassen, für die Bankiva- × Haushuhnbastarde wird von der dritten Möglichkeit einer ungeordneten Lage berichtet.

Eine ganz andere Chromosomengruppierung wird von Werner (1927, 1931) unter Berufung auf Shiwago (1924) festgestellt. Das ist gonomerische Anordnung der größten Chromosomen: die Erscheinung, daß väterliche und mütterliche Chromosomen getrennt bleiben. Sie sollen nach Werner in der Äquatorialplatte auf getrennten Hälften des äußeren Chromosomenringes liegen. — Auf den Abbildungen der Entenchromosomen kann man tatsächlich die Partner der größten Chromosomenpaare so liegen sehen, was der gonomerischen Anordnung nicht widerspricht; solange aber keine Möglichkeit besteht, zwischen väterlichen und mütterlichen Chromosomen zu unterscheiden, solange ist die Annahme von Gonomerie nicht zwingend. Auf die Shiwagoschen Befunde (1924) über

einen Sonderfall von gonomerischer Anordnung, bei der jedes Chromosom auch seinen individuellen Platz hat, brauche ich hier nicht einzugehen, da Shiwago selbst später (1929) diese These fallengelassen hat.

Es stehen sich also zwei Aussagen über die Verteilung der Chromosomen gegenüber: die eine, die Gonomerie feststellt, sieht in der Herkunft der Chromosomen von Vater oder Mutter die Ursache für ihre Lage. Die andere berichtet von einer Anordnung, bei der der Gengehalt der Chromosomen ausschlaggebend ist; Partner ziehen sich an (Paarung) oder stoßen sich ab (symmetrische Lage). Beide nehmen aber für alle größeren Chromosomen eine gleiche Verteilungsregel an. Es fragt sich jedoch, ob nicht etwa einzelne Paare sich anders verhalten als die übrigen. Hat jedes Chromosomenpaar gleichmäßig die Möglichkeit, gepaart, symmetrisch oder beliebig zu liegen, dann muß der Bewegungsmechanismus der Zelle die anordnende Kraft sein. Läge aber wirklich Gonomerie vor, oder würden bestimmte Chromosomen die Paarungslage bzw. Abstoßungslage bevorzugen, so zeigte das, daß die anordnende Kraft im Chromosom selbst liegt, wie es die somatische Paarung aller Elemente in den Mitosen der Dipteren zeigt.

B. Eigene Ergebnisse.

1. Beobachtungen bei Huhn, Fasan und Hänfling.

An den Äquatorialplatten der Hühner und Fasanen war auffallend, daß die Partner des größten Chromosomenpaares häufiger weit entfernt voneinander lagen, als die Partner der übrigen Chromosomen. Bei keinem der Elemente war Paarungs- oder Symmetrielage jedoch die Regel; auch Gonomerie war nicht festzustellen. Sie konnte zwar bei Betrachtung von nur wenigen Chromosomenpaaren vorgetäuscht werden, war aber nie die Regel, wenn viele Paare analysiert werden konnten. Auf keinen Fall herrscht also bei den Hühnern und Fasanen eine Art der Anordnung vor, der alle oder alle größeren Chromosomenpaare in gleicher Weise folgen, sondern sie schienen sich verschieden zu verhalten. Diese Frage wurde jedoch erst an Amseln exakt geprüft.

Die von Shiwago für somatische Zellen beschriebene Prophaseanordnung fand ich an den Keimzellen der Hühner und Fasanen nur äußerst selten; meist lagen die Chromosomen ungeordnet durcheinander. Es ist allerdings möglich, daß die Trennung von größeren und kleinen Chromosomen nur ein kurz durchlaufenes Stadium darstellt.

Für den Hänfling jedoch ist jene Prophaseregel Shiwagos zu bestätigen, während sie für die Amsel nicht gilt. Beim Hänfling liegen große und kleine Chromosomen zwar nicht an getrennten Polen, aber in verschiedenen Teilen der Zelle (Abb. 19a und b). Diese Anordnung ist nur in der späten Prophase vorhanden, wenn die Nucleoli und die Kernwand bereits verschwunden sind. Eine Paarung der Partnerchromosomen in der Prophase scheint beim Hänfling nicht vorzuliegen; ich

beobachtete sie nur einmal (Abb. 19 a). Da jedoch nur an 9 Prophasen die Chromosomen gut zu homologisieren waren, kann diese Frage nicht entschieden werden, denn die somatische Paarung der Elemente kann möglicherweise nur eine kurze Zeit dauern.

Abb. 19a und b. Polare Anordnung der Chromosomen des Hänflings in der späten Prophase. Vergr. 3500×, auf $^4/_5$ verkleinert.

2. Genauere Untersuchung an Amselmitosen.

Bei den Zellteilungen von Spermatogonien und Oogonien der embryonalen Gonaden zeigen die Äquatorialplatten immer die typische Anordnung: die äußeren, großen sind mit ihrer Spindelanheftungsstelle zum Zentrum gerichtet und umringen die vielen kleineren Chromosomen: alle sind im Gegensatz zu den Chromosomen der somatischen Zellen gedrungen und daher sehr konstant in ihren Formen. Diese Vorzüge veranlaßten mich, nicht Amnionzellen (wie WERNER) zu untersuchen, weil dort seltener diese regelmäßige Lage auftritt, die Chromosomen oft Formveränderungen zeigen — denn sie sind dünner und elastischer — und oft nur durch den viel schwierigeren Längenvergleich zu identifizieren. Die Partnerchromosomen können alle Lagen zwischen Paarung und Symmetrie einnehmen. Ich unterschied 4 Klassen nach der Entfernung der homologen Partner im äußeren Chromosomenring. Da es sich um Entfernungen auf einer Kreisbahn handelt, benutzte ich das Winkelmaß als Einteilungsprinzip und wählte als Klassenspielraum 45°. Die Grenzen des Variationsbereiches sind 0° und 180°, die Klassen verteilen sich daher folgendermaßen:

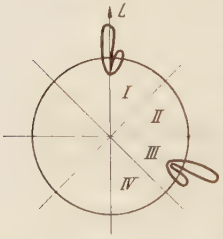


Abb. 20.

Klasse I: 0— 45°
Klasse II: 45— 90°
Klasse III: 90—135°
Klasse IV: 135—180°

Die Messungen wurden mit einer Schablone aus durchsichtigem Papier ausgeführt, auf der ein Kreis mit 4 Durchmessern in je 45° Entfernung

gezeichnet war. Diese Schablone wurde mit einer Lageskizze der Chromosomen zur Deckung gebracht. Durch die radiale Ausrichtung der Elemente ließ sich das Zentrum des Äquatorialringes leicht finden; es mußte mit dem Mittelpunkt der Schablone zusammenfallen, damit sich der Ring der großen Chromosomen parallel zur Kreisbahn befand. Der Leitstrahl L verlief auf dem einen Element des zu untersuchenden Chromosomenpaares, und die Entfernung des Partners wurde abgelesen. Die gefundenen Werte sind in den Tabellen zusammengefaßt.

Tabelle 2.

Chromosomenpaar		Klassen I p_1	II p_2	III p_3	IV p_4	Zahl der analysierten Platten n	3 m-%	χ^2	P
1	emp.	16	43	60	70	189		35,45	$<0{,}01$
	%	8,5	22,7	31,8	37,0		$\pm$ 9,45		
2	emp.	44	48	44	52	188		0,926	etwa 0,80
	%	23,4	25,5	23,4	27,7		$\pm$ 9,47		
3	emp.	39	56	38	47	180		4,666	etwa 0,20
	%	21,7	31,1	21,1	26,1		$\pm$ 9,68		
4	emp.	32	79	90	115	316		45,91	$<0{,}01$
	%	10,1	25,0	28,5	36,4		$\pm$ 7,31		
5	emp.	51	32	19	12	114		30,921	$<0{,}01$
	%	44,7	28,1	16,7	10,5		$\pm$12,16		

Fehlerberechnung: $\text{m-\%} = \pm \sqrt{\frac{25\% \times 75\%}{n}}$

Tabelle 2 zeigt eine Verteilung der Ergebnisse auf 4 Klassen, die jedoch noch innerhalb der Fehlergrenze bleibt; deshalb wurde eine Alternativ-Zusammenfassung vorgenommen, die alle Fälle, in denen die Entfernung der Partner 0—90° beträgt, denen gegenüberstellt, bei denen sie zwischen 90° und 180° liegt. Bei dieser Einteilung sind die Klassen groß genug, um entscheiden zu können, ob eine Zufallsverteilung vorliegt oder nicht.

Bei einer Verteilung nach dem Zufall müßten alle Klassen gleich groß sein. Bei Paarungs- oder Symmetrielage aller Chromosomen würden sich alle Fälle auf die Klassen I und IV verteilen, jedoch bei der Alternativ-Einteilung nicht zum Ausdruck kommen. Das ist der Grund, weshalb Tabelle 2 mit den 4 Klassen beibehalten wurde. Zugehörigkeit zur Klasse I bedeutet zytologisch Paarung, also Anziehung der Partner; die zur Klasse IV: Symmetrielage, Abstoßung der Partner. Die Klassen II und III bezeichnen eine Lage, die weder auf Anziehung noch auf Abstoßung schließen läßt. Aus der Alternativ-Zusammenfassung (Tabelle 3) bekommt man ein Bild, ob Anziehung oder Abstoßung der Partner vorherrscht.

Tabelle 3.

Chromosomenpaar		Klassen I u. II $p_1 + p_2$	Klassen III u. IV $p_3 + p_4$	Zahl der analysierten Platten n	3 m-%	χ^2	P.
1	emp.	59	130	189		26,666	$<0{,}01$
	%	31,2	68,8		$\pm 10{,}91$		
2	emp.	92	96	188		0,085	etwa 0,80
	%	48,9	51,1		$\pm 10{,}94$		
3	emp.	95	85	180		0,556	etwa 0,50
	%	52,8	47,2		$\pm 11{,}18$		
4	emp.	111	205	316		27,96	$<0{,}01$
	%	35,1	64,9		$\pm 8{,}44$		
5	emp.	83	31	114		23,72	$<0{,}01$
	%	72,8	27,2		$\pm 14{,}05$		

Fehlerberechnung: $\text{m-\%} = \pm \sqrt{\frac{50\% \times 50\%}{n}}$

Bei einer Zufallsverteilung mußten die 2 Klassenfrequenzen im Verhältnis 1 : 1 stehen, bzw. 1 : 1 : 1 : 1 bei 4 Klassen. Die Berechnung des mittleren Fehlers geschah dementsprechend bei der 4-Klasseneinteilung für den Wert $\text{m-\%} = \pm \sqrt{\frac{25\% \times 75\%}{n}}$, wobei n die Anzahl der untersuchten Fälle für das betreffende Chromosom war. Die Fehlerberechnung für die Alternativ-Einteilung geschah für $\text{m-\%} = \pm \sqrt{\frac{50\% \times 50\%}{n}}$.

Außer der Berechnung des mittleren Fehlers wurde der Grad der Wahrscheinlichkeit „P" noch durch Bestimmung von χ^2 nach den Angaben von Fisher (1934) ausgedrückt. Danach trifft die Voraussetzung einer gleichmäßigen Verteilung auf die 4 bzw. 2 Klassen nur für die Chromosomenpaare 2 und 3 zu.

Das Ergebnis zeigt eine verschiedene Verteilungsart: die Chromosomenpaare 2 und 3 werden nach dem Zufall verteilt, während die Paare 1 und 4 die Symmetrielage bevorzugen und Chromosomenpaar 5 die Paarungslage. Die Sicherheit der Ergebnisse für das 5. Paar wird jedoch dadurch eingeschränkt, daß möglicherweise häufiger solche Äquatorialplatten auf die Lage dieses Paares hin untersucht wurden, bei denen die Partner nebeneinander lagen; denn nicht bei allen, auch für die 4 anderen Paare untersuchten Platten, ließ sich auch die Lage des 5. Paares bestimmen, und es ist leichter, eine Zuordnung nebeneinander liegender Partner vorzunehmen, als wenn man unter den vielen zerstreut liegenden Chromosomen die gleich großen Elemente sicher bestimmen soll.

Die Chromosomenpaare 2 und 3 werden nach dem Zufall verteilt: Das bedeutet, daß sie Objekte der Verteilung durch eine außerhalb von ihnen selbst liegende Kraft sind. Die Chromosomenpaare 1 und 4 dagegen

zeigen durch ihre Bevorzugung der Symmetrielage, daß bei ihnen eine Abstoßung der Partner die Lage in der Äquatorialplatte mitbestimmt. Welches hier die dem Zufall — oder die dem Verteilungsmechanismus der Zelle — entgegenwirkende Kraft ist, das wissen wir nicht. Es muß darauf hingewiesen werden, daß die Chromosomenpaare 1 und 4 auch eine morphologische Übereinstimmung durch ihren ausgesprochen zweischenkligen Bau zeigen. Es wäre gut, an anderen Versuchsobjekten nachzuprüfen, ob zweischenklige Chromosomen sich immer anders als Stabchromosomen verhalten oder nicht, um so zu prüfen, ob der Grund nur durch die Chromosomenform, oder, was wahrscheinlicher ist, durch den inneren Bau der Chromosomen bedingt ist.

Zu ähnlichen Ergebnissen führten Untersuchungen von U. Helm (1934) an einigen Pflanzen: Auch sie stellte fest — an der Lage der Gemini im Kern während des Diakinesestadiums —, daß die Anordnung im Kernraum eine spezifische Eigenschaft jedes Chromosoms ist.

In unserem Falle war es so, daß wir für die Anordnung in der Äquatorialplatte das Wirken zweier Kräfte annehmen müssen. Die eine, die im Zellmechanismus — im Spindelfaserapparat — selbst liegt, bewirkt eine rein zufällige Verteilung; die andere, die in den Chromosomen liegt und für jedes Paar als Äußerung seiner Individualität verschieden ist, wirkt ihr entgegen. Wir bezeichnen sie, solange wir ihr Wesen nicht kennen, als Anziehung oder Abstoßung der homologen Partner. Und aus dem Zusammenwirken beider Kräfte entsteht die Anordnung der Elemente in der Äquatorialplatte.

Zusammenfassung.

1. Die Chromosomenzahl des Huhns liegt zwischen 44 und 61, die des Fasans zwischen 52 und 61; die Amsel hat zwischen 60 und 85 (meist 60—75) und auch der Hänfling zwischen 60 und 85 (jedoch meist 68—75) Chromosomen. Eine genaue Zahl konnte für keinen der untersuchten Vögel festgestellt werden.

2. Die Gestalt der größten Chromosomen von Huhn, Fasan, Amsel und Hänfling wurden beschrieben.

3. Als Geschlechtschromosom wurde bei allen 4 Vögeln eines der mittelgroßen Elemente festgestellt; es ist beim Huhn das fünftgrößte, beim Fasan das vierte, bei der Amsel das vierte und beim Hänfling das fünfte Element.

Die Ergebnisse für das Huhn stehen im Gegensatz zu den Befunden von Akkeringa, Goldsmith, Hance, Popoff, Shiwago und White und bestätigen die von Sokolov und Trofimov und von Suzuki. Für den Fasan stimmen sie mit den Angaben von Trofimov und Tiniakov überein.

4. Es wurde die Lage der Partnerchromosomen für die 5 größten Paare in den Äquatorialplatten der Amsel genau untersucht. Das

1. und 4. Chromosomenpaar bevorzugt die symmetrische Lage, während das 2. und 3. Paar nach dem Zufall verteilt ist.

Literaturverzeichnis.

Akkeringa, L. J.: Die Chromosomen bei einigen Hühnerrassen. Z. mikrosk. anat. Forsch. 8 (1927). — **Allen, E.:** Experiments in Technique. Anat. Rec. **10** (1916). — **Bauer, H.:** Die Feulgensche Nuclealfärbung und ihre Anwendung auf zytologische Untersuchungen. Z. Zellforsch. **15** (1932). — **Crew, F. A.:** Review on Punetts Heredity in Poultry. Nature (Lond.), 23. Okt. **1923**. — **Crew, F. A.** and **R. Lamy:** Autosomal Colour Mosaics of the Budgerigar. J. Genet. **30** (1935). — **Fisher, R. A.:** Statistical Methods for Research Workers, 5. Aufl. London 1934. — **Goldsmith, J. B.:** The History of the Germ Cells in the Domestic Fowl. J. Morph. a. Physiol. **46** (1928). — **Gurwitsch, A.:** Das Problem der Zellteilung physiologisch betrachtet. Berlin: Julius Springer 1926. — **Hance, Robert T.:** The Fixation of Mammalian Chromosomes. Anat. Rec. **12** (1917). — The Somatic Chromosomes of the Chick and their Possible Sex Relations. Science (N. Y.) **59**, Nr 1532 (1924). — The Fixation of Avian Chromosomes. Anat. Rec. **31**, 2 (1925). — A Comparison of Mitosis in Chick Tissue-cultures and in Sectioned Embryos. Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole **50** (1926a). — The Chromosomes of the Chick Soma. Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole **51** (1926b). — Sex and the Chromosomes in the Domestic Fowl. J. Morph. a. Physiol. **43**, 1 (1926c). — **Helm, Ursula:** Über die gesetzmäßige Lage der Gemini im Kernraum. Z. Zellforsch. **21** (1934). — **Jentsch, Seyfried:** Die Chromosomen des Wellensittichs. Z. Zellforsch. **23**, 4 (1935). **Oguma, K.:** Studies on the Sauropsid Chromosomes. I. The Sexual Difference of Chromosomes in the Pigeon. J. Coll. Agricult. (Hokkaido Imp. Univ. of Sapporo) **16** (1927). — **Oguma, K.** and **S. Kakino:** A Revised Check List of the Chromosome. Number in Vertebrata. J. Genet. **26** (1932): Angaben über Suzuki 1930. — **Painter, T. S.:** Studies in Reptilian Spermatogenesis. I. The Sp. of Lizards. J. exper. Zool. **34** (1921). — A Technique for the Study of Mammalian Chromosomes. Anat. Rec. **27** (1924). — **Saguchi, S.:** Zytologische Studien, H. 3. Kanazawa 1930. — **Shiwago, P. J.:** The Chromosome Complexes in the Somatic Cells of Male and Female of the Domestic Chicken. Science (N. Y.) **60**, Nr 1541 (1924). — Über den Chromosomenkomplex der Truthennen. Z. Zellforsch. **9**, 1 (1929). — **Sokolov** u. **Trofimov:** Individualität der Chromosomen und Geschlechtsbestimmung beim Haushuhn *(Gallus dom.)*. Z. Abstammgslehre **65** (1933). — **Stevens, N. M.:** Notes on Chromosomes of the Domestic Chicken (Veröff. v. A. M. Boring) Science (N. Y.) **58**, Nr 1491 (1923). — **Suzuki:** Zool. Mag. Tokyo **42** (1930). (Erwähnt bei Oguma u. Kakino.) — **Tiniakov, G.:** Pfauhahn- und Hennenbastarde und eine vergleichende Analyse der Karyotypen ihrer Eltern. Biol. Ž. (russ.) **3**, H. 1 (1934). — **Trofimov, J.** u. **G. Tiniakov:** Der Karyotyp von *Phasianus colchicus*, verglichen mit dem von *Gallus domesticus*. Biol. Ž. (russ.) **2**, H. 1 (1933). Ref. Ber. Biol. **29** (1934). — **Werner, O. S.:** The Chromosomes of the Indian Runner Duck. Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole **52** (1927). — The Chromosomes of the Domestic Turkey. Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole **61** (1931). — **White, M. J. D.:** The Chromosomes of the Domestic Chicken. J. Genet. **26** (1932).

Lebenslauf.

Am 4. Mai 1908 wurde ich, Helene Unger, in Berlin als Tochter des Kaufmannes Paul Unger und seiner Ehefrau Margarete, geb. Lichtenstein, geboren; ich bin Jüdin und deutsche Staatsangehörige. Vom Oktober 1914 ab besuchte ich das Lyceum de Mugica, vom Oktober 1920 ab das Dorotheen-Oberlyceum in Berlin-Moabit, das ich Ostern 1928 mit dem Reifezeugnis verließ. Anschließend studierte ich Biologie, Geographie und Chemie an den Universitäten Berlin und je 2 Semester in Freiburg i. Br. und Bonn, seit dem Wintersemester 1931/32 wieder ununterbrochen in Berlin; in den Sommerferien 1932 nahm ich an dem großen meeresbiologischen Praktikum der Staatl.-Biol. Anstalt auf Helgoland teil. Meine Lehrer in den biologischen Fächern waren in Freiburg Herr Prof. Dr. Spemann, Herr Prof. Dr. Oltmanns und in Bonn Herr Prof. Dr. Fitting; in Berlin Frau Prof. Dr. Hertwig, Herr Prof. Dr. Hesse, Prof. Dr. Zimmer, Prof. Dr. Marcus, Prof. Dr. Diels, Prof. Dr. Kniep und Prof. Dr. Stern.

Seit dem Frühjahr 1933 arbeitete ich im Institut für Vererbungs- und Züchtungsforschung in Berlin-Dahlem unter Anleitung von Frau Prof. Dr. Hertwig an meiner Doktorarbeit, die ich im Januar 1936 abschloß.